植 物 分 类 学 报 36 (3):238~241 (1998)
Acta Phytotaxonomica Sinica

三棱栎属分类的孢粉学证据*

王萍莉 濮发鼎 郑中华
(中国科学院成都生物研究所 成都 610041)

PALYNOLOGICAL EVIDENCE FOR TAXONOMY OF *TRIGONOBALANUS* (FAGACEAE)

WANG Ping-Li PU FA-Ting ZHENG Zhong-Hua
(*Chengdu Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences*, Chengdu 610041, China)

Abstract The genus *Trigonobalanus* consists of three species which are disjunctly distributed in Asia and South America. Pollen grains of *T. doichangensis* (Camus) Forman, *T. verticillata* Forman and *T. excelsa* G. Lozano, J. Hdz-C. et J. He-nao were examined under light microscope (LM), scanning electron microscope (SEM), laser scanning confocal imagine system (MRC-600) and transmission electron microscope (TEM). Pollen morphology of these species of *Trigonobalanus* showed great variation in shape, aperture position and structure of exine. The pollen morphology of *Trigonobalanus* may be divided into three types: (A) Pollen grains of *T. doichangensis* are suboblate, with P/E = 0.88~0.96, broad elliptic in equatorial view, obtusely triangular in polar view; 3-colporate, goniotreme, vestibulate and thickened on margin; the exine 2-layered, the thickest in aperture area, tectate-imperforate, verrucose-rugulose (SEM). (B) Pollen grains of *T. excelsa* are prolate, with P/E = 1.23~1.55, long-elliptic in equatorial view, trilobate or subtriangular in polar view; 3-colporoidate (3-colpate), pleurotreme (pretrime); tectate-perforate, crass-tuberculate or verrucose (SEM). (C) Pollen grains of *T. verticillata* are subsphaeroidal with P/E = 1.10~1.18, subcircular in equatorial view, trilobate-circular in polar view; 3-colporate, pleurotrime; tectate-perforate, fine-tuberculate or vermiculate short-striate (SEM). The pollen morphology of the three species of *Trigonobalanus* well supports the view-point of Nixin and Crepet to treat them as three monotypic genera, i. e. *Formanodendren* (*F. doichangensis* (Camus) Nixon et Crepet), *Colombobalanus* (*C. excelsa* (G. Lozano, J. Hdz-C. et J. Henao) Nixon et Crepet) and *Trigonobalanus* (*T. verticillata* Forman). The results also show that the three genera are closely related to *Fagus* and *Quercus*.

Key words Pollen morphology; *Trigonobalanus*; *Colombobalanus*; *Formanodendren*; Fagaceae

摘要 壳斗科三棱栎属 *Trigonobalanus* Forman 含 3 种,即:三棱栎 *T. doichangensis*,南美三棱栎 *T. excelsa*,轮叶三棱栎 *T. verticillata*。通过用光学显微镜、扫描电子显微镜、激光共聚焦显微系统及透射电子显微镜对 3 个种的花粉进行观察并比较分析,确认它们分别属于显然不同的 3 个类型: (A) 花粉粒为扁球形,赤道面观宽椭圆形,极面观钝三角形; 孔在角上,内孔具明显的孔室,孔缘加厚;外壁覆盖层无穿孔,孔区外壁-2 (从化学分层)特厚; 表面具疣波状纹饰。三棱栎为此类型。(B) 花粉粒为长球形,赤道面观长椭圆形,极面观近三角形或三瓣形; 萌发孔多为 3 拟孔沟(-3 沟),位于三角形的边上; 外壁覆盖层具穿孔,表面具粗瘤(疣)状纹饰。南美三棱栎为此类型。(C) 花粉粒近球形、赤道面观近圆形,

* 本项工作得到国家自然科学基金、中国科学院分类区系特别支持费资助,中国科学院地奥制药集团公司资助。
1997-04-18 收稿,1997-06-05 收修改稿。

极面观3裂圆形,3孔沟在边上；覆盖层具穿孔；表面具小瘤和蠕虫状短条纹饰。轮叶三棱栎为此类型。以上3个种的花粉粒形状、萌发孔、外壁结构、表面纹饰等特征,特别是萌发孔特征、类型及位置,在壳斗科的花粉形态中表现出较大差异,越出了种间的区别,故笔者认为K. C. Nixon和W. L. Crepet将3个种分立为3个单型属是自然合理的，即：*Formanodendren*(*F. doichangensis*(Camus)Nixon et Crepet)，*Colombobalanus*(*C. excelsa* (G. Lozano, J. Hdz-C. et J. Henao)Nixon et Crepet)，*Trigonobalanus*(*T. verticillata* Forman)。

关键词 花粉形态；三棱栎属；南美三棱栎属；轮叶三棱栎属；壳斗科

三棱栎属是壳斗科中建立较晚的一个属(Forman,1964a,1962)。国内外植物学家对属下3种的归属持有不同观点。三棱栎属3个种在现代地理分布上,形成南北两半球洲际间断分布的格局,引起植物学家的关注,他们从外部形态、孢粉学、木材解剖学、细胞学、群落区系成分分析及现有的化石资料,对三棱栎属3个种(三棱栎 *T. doichangensis*，轮叶三棱栎 *T. verticillata*，南美三棱栎 *T. excelsa*)的系统位置及起源进行了探讨。在花粉形态方面，Erdtman(1967)在光镜下观察了三棱栎、轮叶三棱栎2种，Nixon & Crepet (1989)对3个种做了扫描电镜和透射电镜研究。该属我国仅有三棱栎 *T. doichangensis* 一种,王萍莉和张金谈(1988a)在花粉形态方面对它初步进行过探讨。近期,英国爱丁堡植物园和邱植物园提供了三棱栎属3个种4份材料,云南林学院徐永椿教授热情支持提供了 *T. doichangensis* 材料，共5份材料一并重新处理,分别在光学显微镜、扫描电镜、透射电镜下观察比较、并进行数据统计,取得了大量的光学显微照片,并对以上材料作了花粉粒及其外壁的激光共聚焦扫描显微系统(MRC-600)的观察分析。本文首次报道了南美三棱栎在光学显微镜和激光共聚焦扫描显微系统下的观察研究结果,并将该属的3个种分别与中国壳斗科中花粉相近似的属种做了分析比较,其结果与前人的工作不尽相同。本文希望为深入研究三棱栎属3个种的系统位置提供较全面的花粉形态证据。

1 材料和方法

花粉材料由英国邱植物园和爱丁堡植物园标本馆、云南林学院标本馆提供。

材料处理用Erdtman(1967)醋酸酐分解法，经离心、水洗后,按3份取材,分别供光镜制片、扫描和激光共聚焦显微仪观察及透射电镜观察照相用。

扫描和透射电镜材料的后期处理参见王萍莉和张金谈(1988a)及王萍莉和溥发鼎等(1991)。激光共聚焦观察材料直接将干燥花粉放于载片上。以上几部分材料分别进行观察照相。

2 结果和讨论

2.1 花粉形态特征

2.1.1 三棱栎 *Trigonobalanus doichangensis* (Camus) Forman

花粉粒近扁球形,赤道面观宽椭圆形,极面观钝三角形;大小为(23.1～27.3)×(25.2～29.4)μm，P/E=0.88～0.96；具3孔沟,沟细长、深裂,长(19～22)μm,宽0.5 μm,极面观时下陷的沟底呈“V”字形(王开发,王宪曾,1983)(图版Ⅰ:6～10),沟端渐尖或开放(图版Ⅰ:1～4),内孔横椭圆形或横长,位于钝三角形的角上,具明显的孔室(腔)及加厚而

近于光滑的孔缘(图版Ⅰ:6,8,10)。外壁2层,厚度2.4~4.2 μm,超薄切片和激光共聚焦扫描观察,外壁由外层和内层组成。沟间区外壁外层厚于外壁内层。外壁外层分覆盖层、柱状层、基层。覆盖层上具连续的瘤,且厚于柱状层和基层。基层/覆盖层=0.5。孔沟区的外壁极薄,仅具光滑的覆盖层,无柱状层和基层,乃至仅有外壁内层(图版Ⅱ:3)。从化学分层看,外壁-2特厚。表面纹饰在光镜下为颗粒-拟网状,扫描电镜下为颗粒或由颗粒聚合成疣波状纹饰(图版Ⅱ:2)。

2.1.2 南美三棱栎 *Trigonobalanus excelsa* G. Lozano J. Hdz-C. & J. Henao

花粉粒长球形,赤道面观长椭圆形,极面观3裂瓣形或近三角形;大小(25.2~31.5)×(17.9~21)μm, P/E=1.23~1.55; 萌发孔为3拟孔沟(-3沟),沟长(21~25)μm,宽(2~6)μm,赤道面观3拟孔沟(-3沟)几乎平行直达极区外壁。其中约33%花粉粒的沟在赤道位置外突或膨大(图版Ⅰ:14~16),未见孔的痕迹;48%花粉粒的沟在赤道区内侧缢缩或为裂缝(拟孔)(图版Ⅰ:12,14);19%花粉粒的沟在赤道内侧可见1细裂缝(内孔?)(图版Ⅰ:11)。裂缝和(内孔?)均在三角形的边上叫边孔(周孔),极面观时下陷的沟底轮廓呈宽而浅的楔形"V"。外壁2层,厚度2.1~2.6 μm;外壁超薄切片观察由具瘤状突起的覆盖层、柱状层及较厚的基层构成。基层/覆盖层=0.72,覆盖层具穿孔。外壁-2较薄(图版Ⅱ:7)。表面纹饰光镜下为颗粒状,扫描电镜下为粗瘤(疣)状(图版Ⅱ:6)。

2.1.3 轮叶三棱栎 *Trigonobalanus verticillata* Forman

花粉粒近球形,其中约6.8%的花粉粒略为长球形,赤道面观近圆形,极面观3裂圆形;大小为(25.2~28.4)×(23.1~26.2)μm,P/E=1.10~1.18;3孔沟,沟长(18~22)μm,宽1.5~5 μm末端渐尖,3沟末端在极区靠近,甚至连接成合沟(约占1%);下陷的沟底呈"V"或"半月形",孔大、近圆形,孔缘微加厚,具孔膜。外壁2层,厚度4.1~4.6 μm。透射电镜观察外壁由具穿孔的覆盖层(图版Ⅱ:10~11)、柱状层、基层组成。基层较厚,基层/覆盖层=1.0~1.2。沟间区外壁-1厚于外壁-2。表面纹饰在光镜下为细颗粒-拟网状,扫描电镜下为小瘤和蠕虫状短条。

轮叶三棱栎栽培种的花粉沟宽而短,沟底呈"半圆形",孔大,孔缘通常无加厚或仅在赤道附近沟的两侧微微加厚(图版Ⅰ:32~33)。

2.2 三棱栎、南美三棱栎、轮叶三棱栎花粉形态的趋异辨析

3种三棱栎花粉形态与壳斗科各属有着共同的特征。萌发孔为3孔沟或3拟孔沟(-3沟),大小与栎属 *Quercus* 相近或略小。其中南美三棱栎与栎属中某些常绿栎类,如乌冈栎 *Q. phillyracoides*、高山栎 *Q. semicarpifolia*(张金谈,王萍莉,1986)、青冈 *Q. glauca*、细叶青冈 *Q. gracilis*(王萍莉,张金谈,1988ab)的3拟孔沟(-3沟)花粉形态相似;三棱栎花粉萌发孔为3孔沟,极面观孔在钝三角形的角上,具孔室,与水青冈属 *Fagus* 中的米心水青冈 *F. engleriana* 的角孔花粉极为相似(王萍莉,张金谈,1991);轮叶三棱栎3孔沟花粉在壳斗科中不乏存在。由此可见,3种三棱栎的花粉形态外壁构造在壳斗科中具有普遍性,无疑应隶于壳斗科。

三棱栎、南美三棱栎、轮叶三棱栎均属壳斗科的成员,各国学者并无异议,然而对它们的系统位置则存在分歧,如:Forman(1962),Nixon & Crepet(1989)。笔者根据5份材料大量的光镜照片,激光共聚焦扫描显微系统观察及数据统计分析,又与中国壳斗科各属的

花粉形态作了比较，结果表明：在花粉大小上 3 个种均小于水青冈属 *Fagus*、栎属 *Quercus*；大于栗亚科中石栎属 *Lithocarpus*、栲属 *Castanopsis* 和栗属 *Castanea*（王萍莉，张金谈，1989；Praglowski，1984）。三棱栎属 3 个种在花粉形态、萌发孔位置、特征、外壁结构及表面纹饰上具有明显的趋异特征(图版Ⅰ:2)。

综上述可证明三棱栎属 3 个种之间花粉特征趋异显著，而且具有相对的独立性，本文提供的孢粉学证据，包括光镜、扫描电镜、激光共聚焦扫描显微系统观察及透射电镜下超薄切片研究结果，都足以证实 Nixon & Crepet(1989)作为 3 个单型属处理的合理性。笔者还认为它们分别与栎属、水青冈属有较近的亲缘关系。

参　考　文　献

王开发，王宪曾，1983．孢粉学概论．北京：北京大学出版社．22～30

王萍莉、张金谈，1988a．三棱栎的花粉形态及其分类位置．植物分类学报，26(1)：44～46

王萍莉，张金谈，1988b．中国青冈属花粉形态及其与栎属的关系．植物分类学报，26(4)：282～289

王萍莉，张金谈，1989．中国栗亚科花粉形态及超微结构研究．植物分类学报，27(3)：205～214

王萍莉，张金谈，1991．从花粉形态特征试论壳斗科的系统分类及其演化．植物分类学报，29(1)：60～66

王萍莉，溥发鼎，马建生，1991．中国藁本属花粉形态及其系统学意义．植物分类学报，29(3)：235～245

张金谈，王萍莉，1986．中国栎属花粉形态研究．植物分类学报，24(5)：362～369

Erdtman G, 1967. On the pollen morphology of *Trigonobalanus* (Fagaceae). Bot Notiser, 120:324～333

Forman L, 1962. *Trigonobalanus* Forman. Taxon, 11:140

Forman L, 1964a. *Trigonobalanus* a new genus of Fagaceae. Kew Bull, 17:381～396

Nixon K C, Crepet W L, 1989. *Trigonobalanus* (Fagaceae) taxonmic status and phylogenetic relationships. J Bot, 76:824～841

Praglowski J, 1984. Fagaceae Dumort. Castaneoideae. World Pollen and Spore Flora. 13:1～21

图版说明　Explanation of plates

图版Ⅰ　三棱栎、南美三棱栎、轮叶三棱栎花粉的光学显微照片。

图版Ⅱ　三棱栎、南美三棱栎、轮叶三棱栎花粉的扫描电子显微镜照片和透射电子显微镜照片。

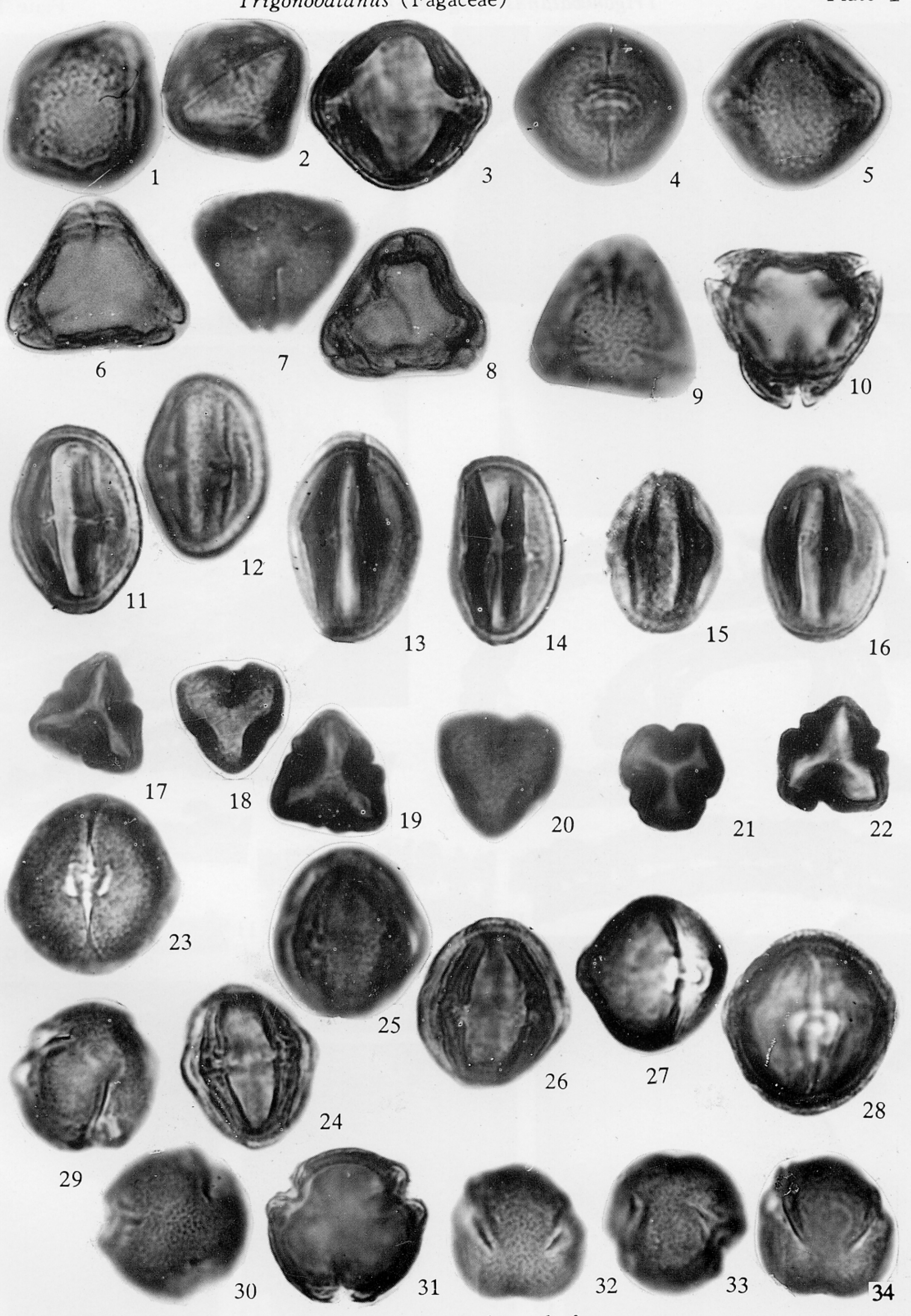
Plate Ⅰ　LM photographs　1～10. *Formanodendren doichangensis*; 11～22. *Colombobalanus excelsa*; 23～34. *Trigonobalanus verticillata*

Plate Ⅱ　SEM & TEM photographs　1～4. *Formanodendren doichangensis*; 5～9. *Colombobalanus excelsa*; 10～15. *Trigonobalanus verticillata*

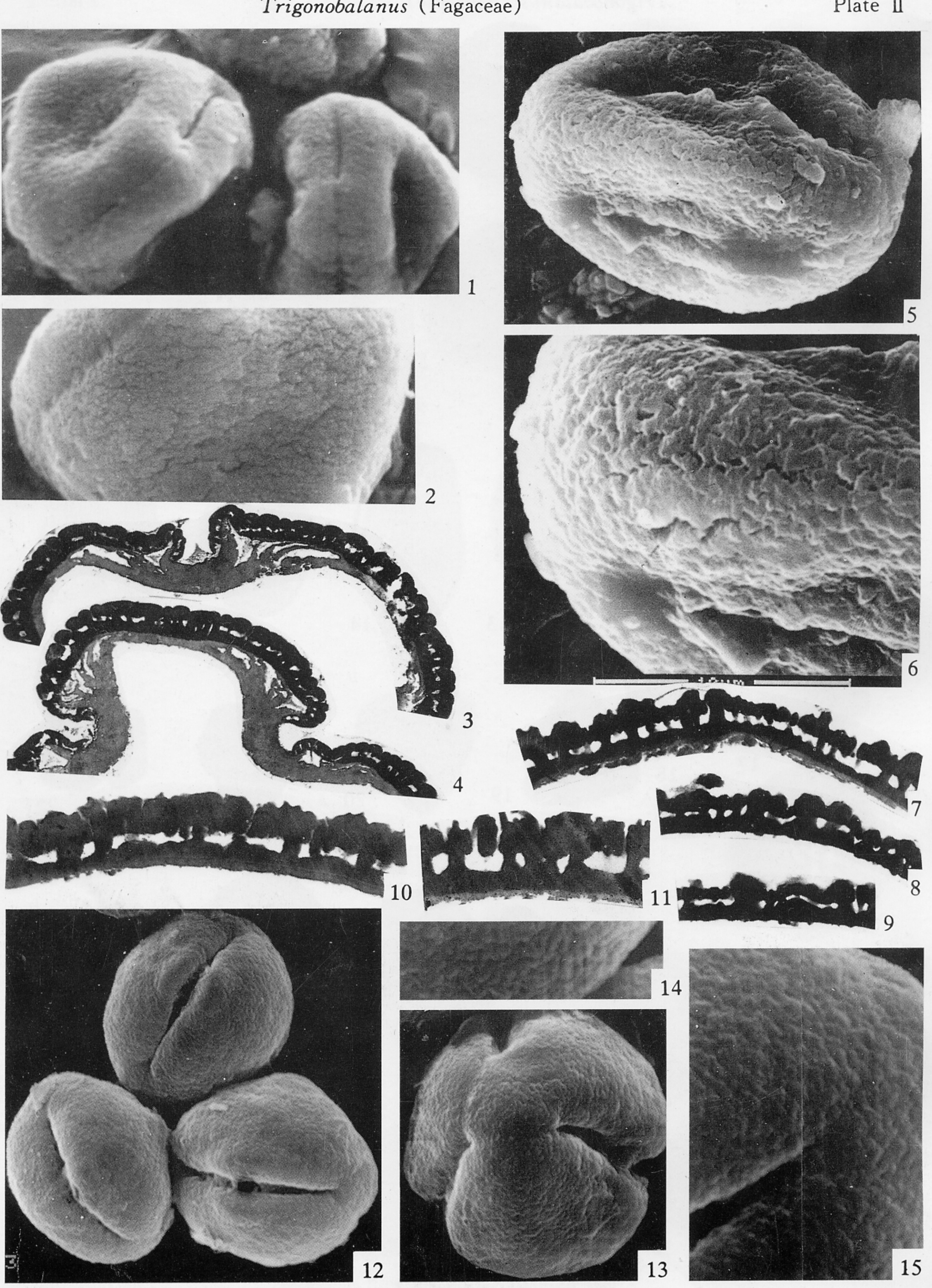
(1,5,13. ×2000; 12. ×1500; 2. ×3200; 6. ×7000; 3～4. ×10200; 10～11. ×13000; 14～15. ×5000; 7～9. ×9500)

王萍莉等：三棱栎属分类的孢粉学证据　　图版 I

WANG Ping-Li *et al*.: Palynological Evidence for Taxonomy of *Trigonobalanus* (Fagaceae)　　Plate I



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text